Der Ornithologische Beobachter

Band 79 / Heft 2 / Juni 1982 Der Ornithologische Beobachter 79: 73–96 (1982)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern
Arbeitsgruppe Ornitho-Ökologie (Prof. U. Glutz von Blotzheim)

Die Bedeutung von Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee) als wichtiges Überwinterungsgewässer für Tauchenten *(Aythya, Bucephala)* und Bläßhuhn *(Fulica atra)*[1]

Werner Suter

Hans Leuzinger gewidmet

An den Gewässern der Schweiz und ihrer Grenzzonen gibt es gegenwärtig 12 Wasservogelgebiete von internationaler Bedeutung (Leuzinger 1976). Eines von ihnen ist das Untersee-Ende und der angrenzende Rheinabschnitt bei Stein am Rhein (Bodensee). Schon seit Beginn der Wasservogelzählungen (1961) halten sich dort jeden Winter durchschnittlich etwa 2000 Schellenten *Bucephala clangula* auf. Das Gebiet zählt damit zu den wichtigsten mitteleuropäischen Überwinterungsplätzen dieser Art. Um 1969 wurde es von der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* gleich dem Bodensee in hoher Dichte besiedelt, und seitdem haben auch Tafelente *Aythya ferina,* Reiherente *A. fuligula* und Bläßhuhn *Fulica atra* sehr hohe Winterbestände aufgebaut (z.B. zusammen 45000 im Januar 1977!).

Leuzinger (1972) teilte bereits zahlreiche Daten zur Ökologie der Schellente an diesem Überwinterungsplatz aus dem Zeitraum 1960–71 mit. Im Rahmen einer größeren Studie, welche der vergleichenden Winterökologie der erwähnten vier Wasservogelarten gewidmet war, suchte ich insbesondere nach den Gründen, weshalb Schellenten dieses Gewässer derart bevorzugen. Die vorliegende Arbeit versucht darauf eine Antwort zu geben und die besondere Bedeutung des Gebietes innerhalb des Bodensees auch für Reiher- und Tafelente sowie Bläßhuhn aufzeigen. Eigene qualitative Befunde zur Biologie der Schellente an diesem Überwinterungsplatz, die sich mit den sehr eingehenden Angaben Leuzingers (1972) decken oder sie nur unwesentlich ergänzen, werden mit dem Hinweis auf jene Arbeit weggelassen.

[1] Die Veröffentlichung der Arbeit wurde ermöglicht durch einen Druckkostenbeitrag der Erziehungsdirektion des Kantons Schaffhausen.

1. Untersuchungsgebiet und Methodik

1.1. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt an der deutsch-schweizerischen Grenze am Ausfluß des Hochrheins aus dem Untersee um das alte Städtchen Stein am Rhein (Abb. 1a). Es umfaßt das Ende des Rheinsees mit dem Schlafplatz der Enten und die anschließende Flußstrecke mit den Nahrungsplätzen (Abb. 1b, vgl. auch Leuzinger 1972). Bis in den Januar sind es etwa 7,2 km zwischen See-Ende und Bibermühle, danach werden bei schwindendem Nahrungsvorrat auch die anschließenden 4,5 km bis Dießenhofen beflogen, und in jüngster Zeit rückte im Spätwinter noch eine Anzahl Enten in den folgenden Flußabschnitt (4,5 km) bis gegen Büsingen vor (Suter 1982c).

Der Rheinsee hat als Überwinterungsgebiet für die behandelten Arten keine Bedeutung, sehr wichtig ist erst wieder der östliche Teil des Untersees mit seinen ausgedehnten Flachwasserzonen (Zeller See, Gnadensee, Ermatinger Becken). Zwischen dem See-Ende und diesen Gebieten gibt es keine regelmäßigen Austauschbewegungen größeren Umfangs. Das Untersuchungsgebiet beherbergt deshalb eine ziemlich geschlossene Winterpopulation (Ausnahme: Tafelente) und darf im Hinblick auf die Tauchenten und Bläßhühner als ökologische Einheit bezeichnet werden.

1.2. Zählungen

Zur Auswertung gelangten die monatlichen Wasservogelzählungen des gesamten Bodensees von Januar 1962 bis März 1981, womit 18 vollständige Winterzählungen vorliegen. Zähldaten waren die Monatsmitten von September bis März. Näheres zur Durchführung der Zählungen findet sich bei Schuster (1975), zur Erfassung von Schellenten bei Leuzinger (1972) und Suter (1982a).

1.3. Nahrungsangebot

Von 1977/78 bis 1980/81 entnahm ich im Rhein an den Stellen A–E und T (Abb. 1b) zweimal im Winterhalbjahr Benthosproben, nämlich vor dem Eintreffen der Wasservögel an den betreffenden Stellen und nachdem diese kahlgefressen waren (ausführliche Beschreibung: Suter 1982b). Die Stationen A–E liegen in Wassertiefen von < 4 m, T hingegen in einem der wenigen tiefen Kolke von etwa 8,5 m. Bei der Auswertung wurden nur Organismengrößen berücksichtigt, die als Nahrung der betreffenden Wasservogelarten überhaupt Bedeutung haben können (s. Tab. 3, Fußnote). Von kiesig-steinigem Substrat müssen die Beutetiere einzeln aufgepickt werden. Die für das Auflesen noch lohnende Mindestgröße liegt bei etwa 7 mm Länge bzw. 4 mm Durchmesser und damit über den Maßen von Beutetieren, die aus

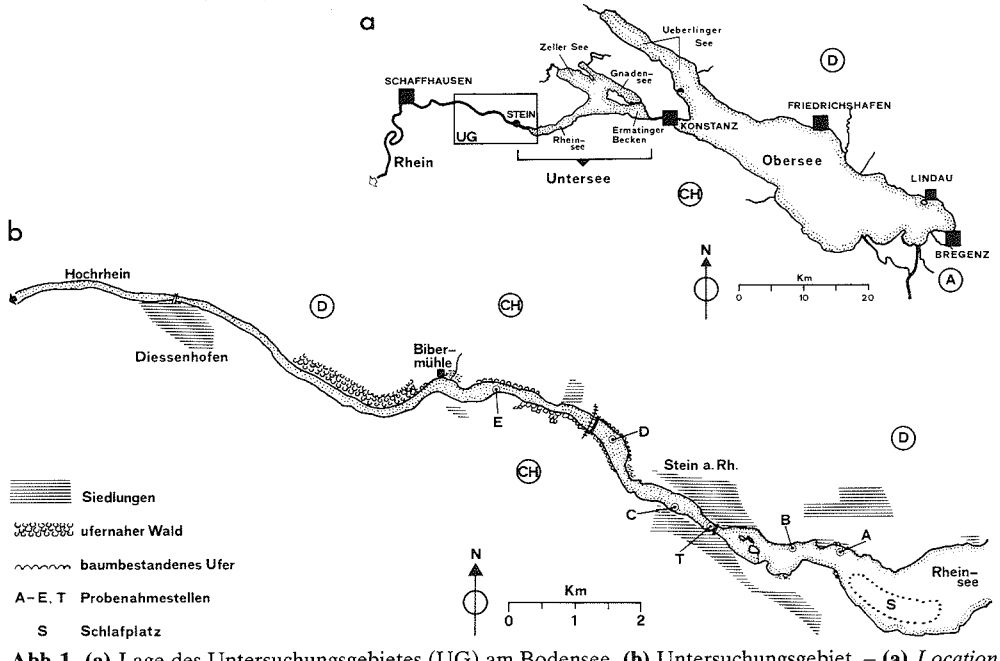

Abb. 1. **(a)** Lage des Untersuchungsgebietes (UG) am Bodensee, **(b)** Untersuchungsgebiet. – **(a)** *Location of the study area (UG) on the lake of Constance.* **(b)** *Study area. A–E, T = Bottom sample stations. S = Roosting place.*

schlammigem Grund gesiebt werden können. Sämtliche Gewichtsangaben beziehen sich auf frische Biomasse (Abtropfgewichte).

1.4. Nahrungsuntersuchungen

Bei den Verdauungstraktuntersuchungen mußte ich mich auf an den offiziellen Jagden geschossene Vögel beschränken, welche mir die Schützen am Ende der Jagd überließen oder sonstwie für mich aufhoben. Das führte dazu, daß nur eine Minderheit der Vögel Nahrung in der Speiseröhre (Oesophagus) aufwies. Es war deshalb auch nicht möglich, Oesophagus- und Muskelmageninhalt (Ventriculus) sofort nach dem Erlegen in 4% Formalin zu fixieren. Dies wird oft vorgeschlagen, da besonders bei Temperaturen um 20°C auch beim toten Vogel in der Speiseröhre die Verdauung eingeleitet werden kann (z.B. von Koersveld 1951, Swanson et al. 1974). In diesem Falle waren allerdings, wohl als Folge der kühlen Lagerung, bei keinem der Oesophagusinhalte Anzeichen bereits eingesetzter Verdauung zu erkennen, nicht einmal bei so zarten Organismen wie Flohkrebsen (vgl. Swanson et al. l.c.).

Auf die Differenzen zwischen Oesophagus- und Mageninhalt aufgrund unterschiedlicher Verdauungsgeschwindigkeiten der einzelnen Nahrungskomponenten wurde schon wiederholt hingewiesen (z.B. Pollard 1967, Swanson & Bartonek 1970). Sie gehen auch aus Tabelle 3 hervor, doch zeigte es sich, daß die Hauptnahrung im Magen vollständig ausgezählt werden konnte: Aus dem Schutt der *Dreissena*-Schalen waren die Eckstücke gut herauszuhalten, und in den Überresten der *Hydropsyche*-Larven blieben die auffällig dunkelrot gefärbten Mandibeln stets unversehrt.

2. Winterbestände

In den vergangenen zwanzig Jahren wandelte sich das Nahrungsangebot im Bodensee stark, und besonders bei Tauchenten und Bläßhühnern gingen damit veränderte Bestandszahlen, Wechsel der Tauchplätze und phänologische Verschiebungen einher. Nach dem Schwinden der Armleuchteralgen-Rasen (Characeen) im Ermatinger Becken (Untersee) mit der zunehmenden Eutrophierung zu Beginn der 1960er-Jahre sorgte das Auftauchen und die explosionsartige Vermehrung der Wandermuschel einige Jahre später für spektakuläre Bestandszunahmen bei vielen Wasservogelarten (Leuzinger & Schuster 1970). Schuster (1976) beschrieb eingehend die Phänologie und Bestandsentwicklung der Tauchenten und des Bläßhuhns für den ganzen Bodensee im Zeitraum vor dem Auftreten von *Dreissena* und unmittelbar nach deren Bestandsexplosion. Um die jüngste, mit dem Rückgang der Wandermuschelpopulation zusammenhängende Entwicklung der Tauchentenbestände aufzuzeigen, ist es sinnvoll, zum Vergleich nochmals auf die Zähldaten ab 1962 zurückzugreifen. Mit einer stärkeren örtlichen und saisonalen Aufgliederung in der Darstellung des Zahlenmaterials lassen sich die Bedeutung des Untersee-Endes und des anschließenden Hochrheinabschnittes sowie entscheidende Einflußgrößen wie Nahrungsreserven und Störungen dokumentieren. Deshalb wird die Bestandsentwicklung in folgende drei Zeiträume unterteilt:

A 1962/63–1968/69: Zeitraum vor und während des Eintreffens der ersten vereinzelten Wandermuscheln

B 1969/70–1974/75: Bestandsexplosion und höchste Siedlungsdichten der Wandermuschel

C 1975/76–1980/81 abnehmende Muschelbestände bzw. Konsolidierung auf tieferem Niveau (Suter 1982b).

Im Bodensee werden unterschieden (Abb. 1a): Untersuchungsgebiet; übriger Untersee; Obersee (incl. Überlinger See).

2.1. Schellente

Mit dem massenhaften Auftreten der Wandermuschel in der Periode B wuchs der Bodenseebestand in den Monaten November

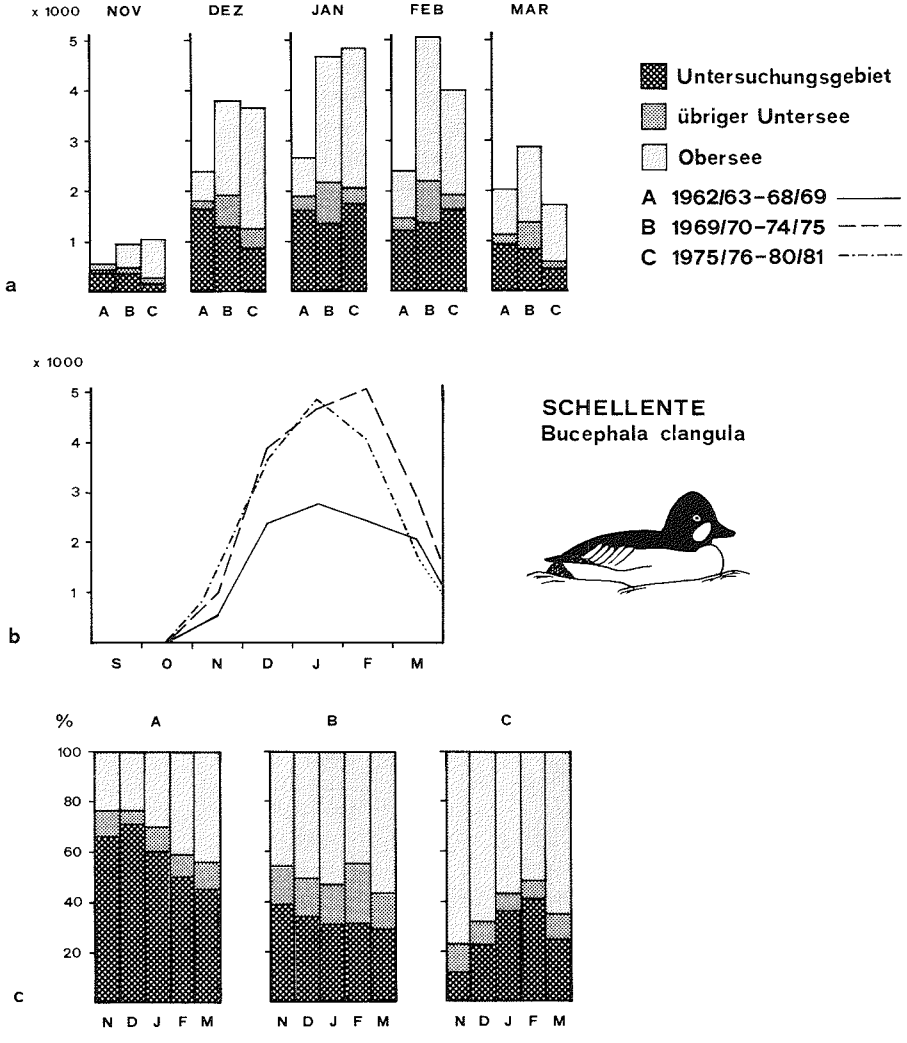

Abb. 2. Bestandsentwicklung und Phänologie der Schellente in den drei Zeitabschnitten A, B und C (s. unten). **(a)** Mittlere monatliche Bestände von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee. **(b)** Monatsmittelwerte September bis März, ganzer Bodensee. **(c)** Relative Anteile von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee pro Monat. – *Numbers and phenology of Goldeneyes in the periods A, B and C.* **(a)** *Mean monthly numbers in the study area (Untersuchungsgebiet), on the remaining parts of the Untersee and on the Obersee.* **(b)** *Mean monthly counts of the entire lake of Constance.* **(c)** *Percentages found in the study area, on the remaining Untersee and on the Obersee.* – A = 1962/63 – 68/69, vor der *Dreissena*-Invasion/*before the invasion of Dreissena;* B = 1969/70 –74/75, Invasion und Phase rapider Bestandszunahme mit hoher Siedlungsdichte/*invasion and rapid increase of mussel density;* C = 1975/76 – 80/81, Abnahme und geringere Siedlungsdichte/*decrease and lower density.*

bis Februar sofort auf das 1,5- bis 2-fache an (Abb. 2a). Seither sind die Durchschnittswerte gleich geblieben. Die hohen Februar- und Märzzahlen des mittleren Zeitraums beruhen auf extremen Werten der Jahre 1970 (5600 bzw. 5000) und 1971 (8200 bzw. 4000) und täuschen deshalb eine Abnahme der Schellentenbestände von B nach C vor (vgl. Schuster 1976: Abb. 33a). Für März läßt sich nicht einmal mehr eine Zunahme gegenüber der *Dreissena*-freien Zeit A sichern (hier und im folgenden Wilcoxon-Test: Schwarzenbach 1966). Der Zuwachs im Gefolge der Wandermuschelbesiedlung beschränkte sich völlig auf den Obersee und den Untersee außerhalb des Untersuchungsgebietes. In der dritten Periode ging die um 1970 gestiegene Bedeutung des übrigen Untersees wieder auf ihren früheren Stand zurück, der Anteil des Obersees hingegen wuchs zumindest in der ersten Winterhälfte noch an. Während A betrug er 20–40%, stieg dann von 45% auf 60% und lag in der jüngsten Periode zwischen 50% und 80% (Abb. 2c). Bemerkenswert ist die relative Konstanz der Anteile des übrigen Untersees innerhalb der drei Zeiträume.

Im Untersuchungsgebiet erhöhten sich die Zahlen nicht, sondern blieben etwa gleich oder verminderten sich im Dezember und März von A nach C deutlich ($p < 0{,}01$ bzw. 0,05). Damit sank der Anteil am gesamten Bodenseebestand von 50–70% (A) auf 30–40% (B), um in C stärker von 10–40% zu schwanken. Die höchsten Anteile wurden früher zu Beginn des Winters erreicht und gingen dann kontinuierlich zurück. In den letzten Jahren verhielt es sich weitgehend umgekehrt (Abb. 2c). Mit etwa 2000 Schellenten auf 7 km Flußlauf ist dieser Rheinabschnitt aber noch immer der wichtigste Überwinterungsplatz am Bodensee.

In allen drei Perioden war die Schellente ein reiner Überwinterer (Abb. 2b). Der Gipfel, der sich während der Massenentwicklung von *Dreissena* auf den Februar verschob (in 4 der 6 Winter von B), hat sich seither wieder auf den Januar zurückverlagert. Im Gegensatz zu Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn zeigt die saisonale Bestandsentwicklung im Vergleich der drei Teilgebiete nur geringe Unterschiede. Weitere Details zur Phänologie und Bestandsentwicklung bis 1971 teilte Leuzinger (1972) mit.

2.2. Reiherente

Die Reiherente erhöhte ihre Bestände als Reaktion auf die verbesserte Nahrungsgrundlage am stärksten: Die mittleren Monatswerte der Periode B sind alle 10mal höher als während A (Abb. 3a)! Im Gegensatz zur Schellente war damit die Zunahme noch nicht beendet. Von B zu C verdoppelten sich ihre Zahlen in den Monaten September bis November nochmals. Die ohnehin abnehmenden Muschelvorräte gingen damit aber im Laufe des Winters früher zur Neige. Im Dezember und Januar schwächte sich der Zuwachs gegenüber B stark ab, und im Februar, noch ausgeprägter im März, lagen die Werte des Zeitraums C wieder unter denjenigen von B. Die Zunahme erfolgte, auch hierin verschieden von der Schellente, in allen drei Teilgebieten.

Die geringen Winterbestände des Zeitraums A blieben nach einem schwachen Novembermaximum bis zum März verhältnismäßig konstant (Abb. 3b). Recht ähnlich verhielten sich die zehnfach erhöhten Zahlen der Periode B: wenig veränderte Werte von November bis Februar mit einem kleinen Dezembergipfel. Im jüngsten Zeitraum resultierte aus den nochmals erhöhten Herbstbeständen und der erwähnten Erschöpfung der Muschelbänke ein markanter Gipfel im November mit anschließender massiver Abnahme bis in den März hinein. Die Reiherente war demnach in den Perioden A und B am Bodensee ein Überwinterer, wird aber seit 1975/76 durch die schwindende Nahrungsversorgung bereits wieder ab Mitte November zum Wegzug gezwungen. Betrachtet man jedoch die drei Teilgebiete gesondert, so differenziert sich das Bild sehr stark (Abb. 3a, c). Während

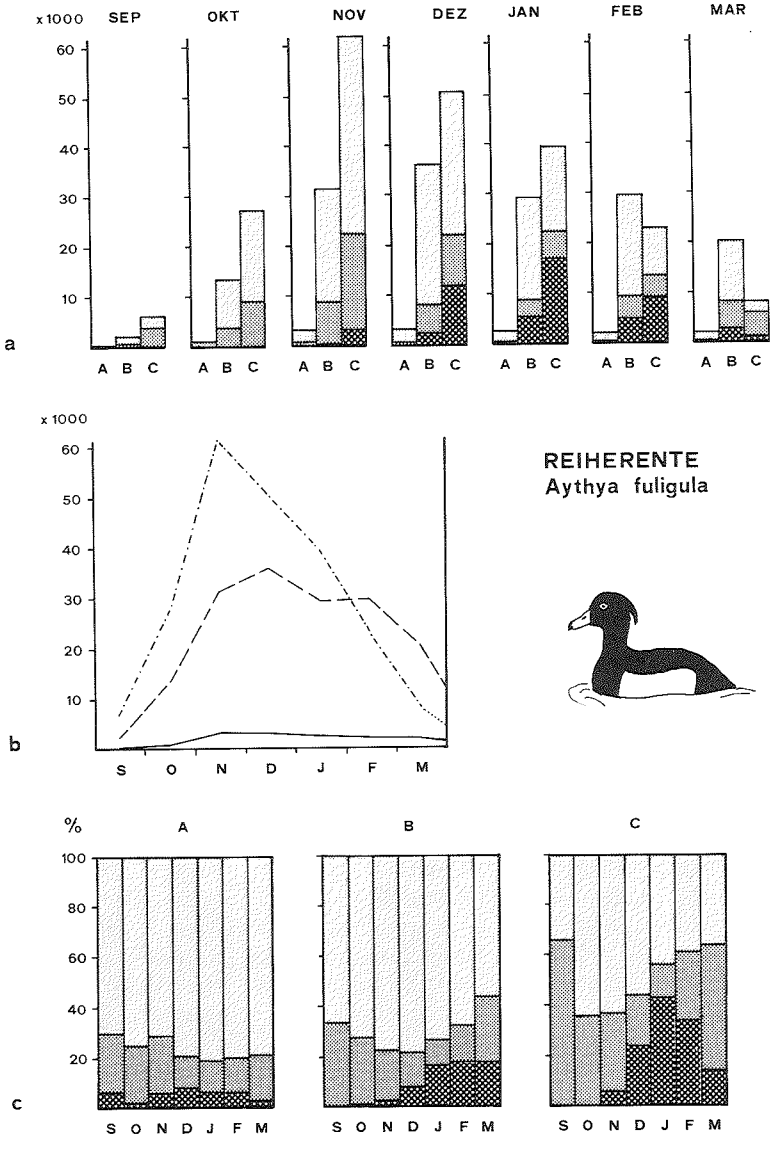

Abb. 3. Bestandsentwicklung und Phänologie der Reiherente. **(a)** Mittlere monatliche Bestände von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee. **(b)** Monatsmittelwerte September bis März, ganzer Bodensee. **(c)** Relative Anteile von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee pro Monat. Darstellungsweise und Signaturen wie Abb. 2. – *Numbers and phenology of Tufted Ducks.* **(a)** *Mean monthly numbers in the study area, on the remaining parts of the Untersee and on the Obersee.* **(b)** *Mean monthly counts of the entire lake of Constance.* **(c)** *Percentages found in the study area, on the remaining Untersee and on the Obersee. Diagrams and symbols as in fig. 2.* – A = 1962/63 – 68/69; B = 1969/70 – 74/75; C = 1975/76 – 80/81.

des Zeitraums A hielten sich die geringen Anteile am Untersee-Ende und am übrigen Untersee sowie die hohen am Obersee ziemlich unverändert den Winter hindurch. Nach der Kolonisation der Wandermuschel gewann der Untersee stetig an Bedeutung, wo sich vor allem im Herbst ein zunehmend größerer Teil der Reiherenten konzentrierte. Gegen Dezember nahm der Obersee-Anteil zu, um sich dann zum Winterende hin wieder abzuschwächen. In der jüngsten Periode C hat sich dieser Trend, offenbar als Ausdruck des rückläufigen Nahrungsangebotes am Obersee verstärkt. Sehr bemerkenswert sind die gleichzeitig sehr stabilen Unterseezahlen von Novem-

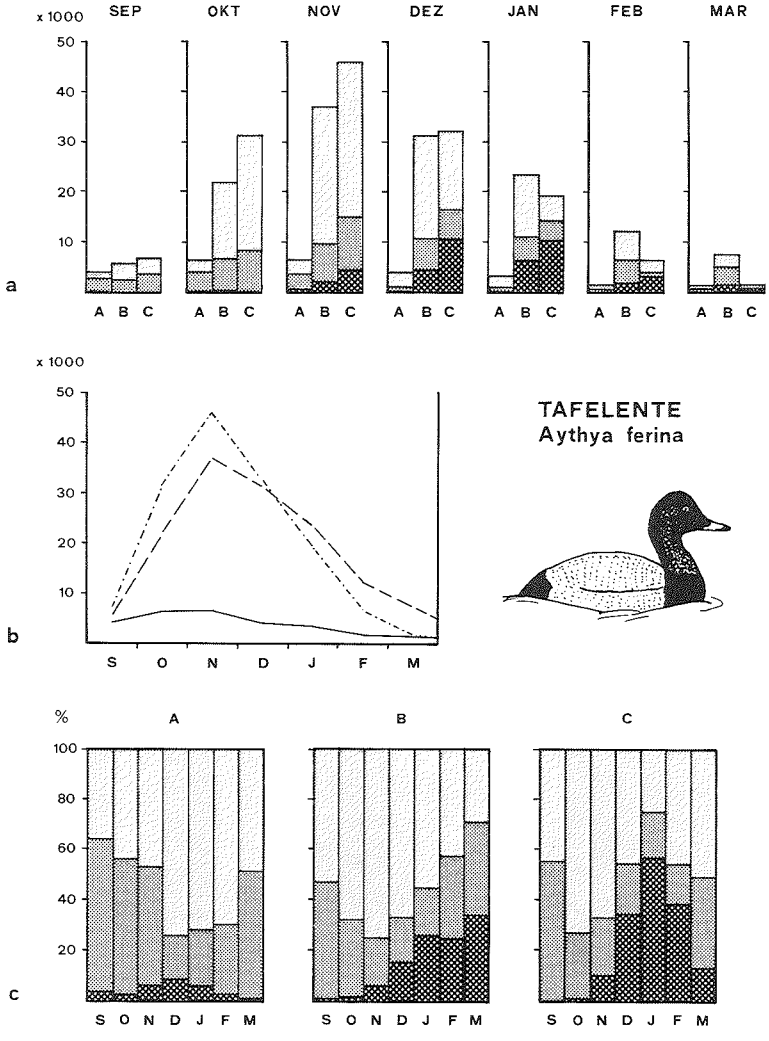

Abb. 4. Bestandsentwicklung und Phänologie der Tafelente. **(a)** Mittlere monatliche Bestände von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee. **(b)** Monatsmittelwerte September bis März, ganzer Bodensee. **(c)** Relative Anteile von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee pro Monat. Darstellungsweise und Signaturen wie Abb. 2. – *Numbers and phenology of Pochards.* **(a)** Mean monthly numbers in the study area, on the remaining parts of the Untersee and on the Obersee. **(b)** *Mean monthly counts of the entire lake of Constance.* **(c)** *Percentages found in the study area, on the remaining Untersee and on the Obersee. Diagrams and symbols as in fig. 2.* – A = 1962/63 – 68/69; B = 1969/70 – 74/75; C = 1975/76 – 80/81.

ber bis Januar (Abb. 3b). Die Abwanderung von 20000 Reiherenten umfaßte offenbar vorwiegend Vögel vom Obersee. Innerhalb des Untersees finden demgegenüber Verlagerungen statt: bis zum Mittwinter konzentriert sich ein immer größerer Teil der Vögel am Untersee-Ende und anschließenden Rhein (bis zu 40% des gesamten Bodenseebestands). Im jüngsten Zeitraum manifestiert sich auch hier die zunehmende Nahrungsverknappung mit sinkenden Anteilen im Februar-März. Es liegt wohl an den starken Störungen durch Wassersportler, daß die Reiherenten das Untersuchungsgebiet trotz optimalem Nahrungsangebot im September und Oktober noch völlig meiden (s. S. 88).

2.3. *Tafelente*

Bestandsentwicklung und Phänologie der Tafelente gleichen sehr stark jenen der Reiherente. Einige Unterschiede im Muster sind nicht Ausdruck von Verschieden-

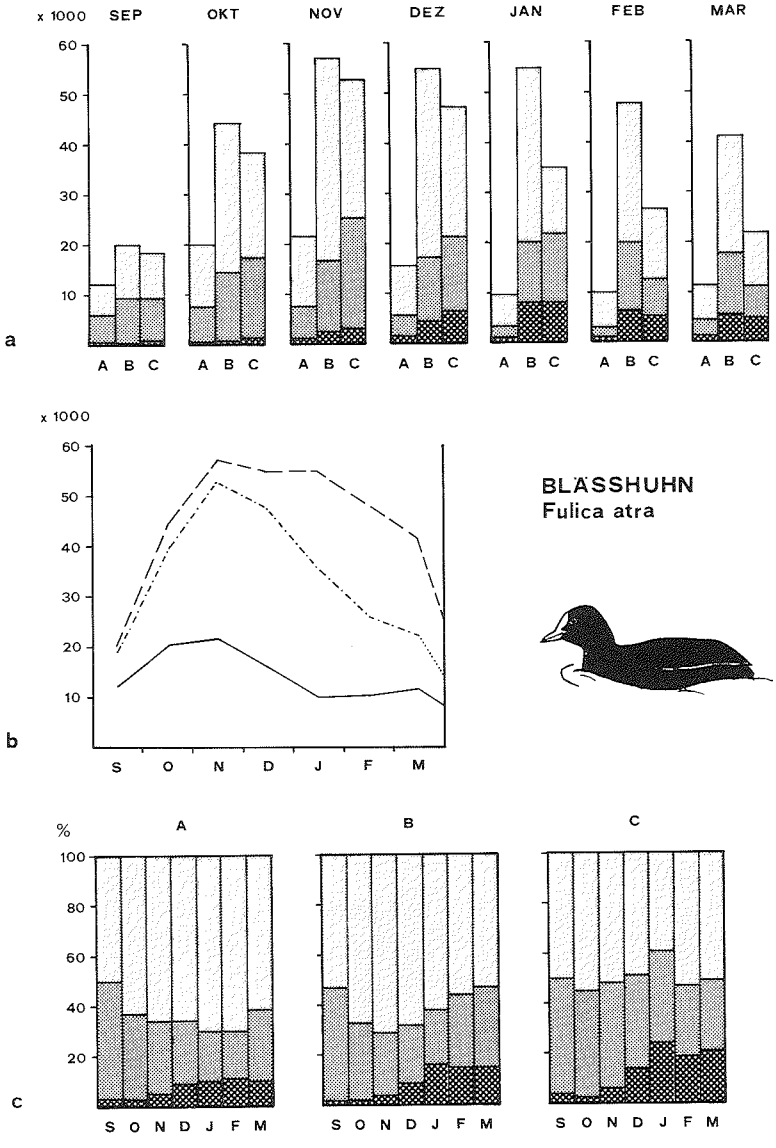

Abb. 5. Bestandsentwicklung und Phänologie des Bläßhuhns. **(a)** Mittlere monatliche Bestände von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee. **(b)** Monatsmittelwerte September bis März, ganzer Bodensee. **(c)** Relative Anteile von Untersuchungsgebiet, übrigem Untersee und Obersee pro Monat. Darstellungsweise und Signaturen wie Abb. 2. – *Numbers and phenology of Coots.* **(a)** *Mean monthly numbers in the study area, on the remaining parts of the Untersee and on the Obersee.* **(b)** *Mean monthly counts of the entire lake of Constance.* **(c)** *Percentages found in the study area, on the remaining Untersee and on the Obersee. Diagrams and symbols as in fig. 2.* – A = 1962/63 – 68/69; B = 1969/70 – 74/75; C = 1975/76 – 80/81.

heiten, sondern stärkerer Ausprägung bereits bei der Reiherente vorhandener Tendenzen. Die Zunahme nach der Ankuft der Wandermuscheln beträgt maximal das Achtfache (Dezember–Februar), von September bis November ist sie geringer. Seit jeher war die Tafelente im Herbst häufiger als die Reiherente, vor allem als in größerem Umfang nur pflanzliche Nahrung wie Characeen und Laichkräuter (v. a. *Potamogeton pectinatus*) zur Verfügung standen (Schuster 1976 und Mskr. Avifauna Bodensee). Die in der Periode C stärkere Abnahme der Spätwinterbestände im Vergleich zu B setzt bei der Tafelente früher ein als bei der Reiherente (Abb. 4a, b),

zweifellos als Folge der geringeren Tauchleistung dieser Art, welcher die tiefer gelegenen Muschelbänke nicht mehr zugänglich sind. Die Märzzahlen lagen jüngst wieder auf dem Niveau der «Vor-*Dreissena*-Zeit».

Wie bei der Reiherente weicht die saisonale Verteilung im Untersee stark vom Gesamtbild mit ausgeprägtem November-Gipfel ab. Seit 1969 blieben die Untersee-Bestände von November bis Januar auf konstantem Niveau (Abb. 4a). Der starke Rückgang zu dieser Zeit wird also allein durch Vögel vom Obersee verursacht. Im Laufe des Winters konzentriert sich im Untersee ein großer Teil der Tafelenten auf das See-Ende; damit kommt dort ein Mittwintermaximum zustande, welches seit 1976 fast 60% des gesamten Bodenseebestandes umfaßt! Vor der *Dreissena*-Invasion übte der verhältnismäßig seichte und pflanzenreiche übrige Untersee (ohne Untersuchungsgebiet) für die sich damals mehr vegetabilisch ernährende Tafelente weit mehr Anziehungskraft als für die animalische Nahrung bevorzugende Reiherente aus (Abb. 4c). Das auffällige «Loch» von Dezember bis Februar jener Jahre korrespondiert genau mit der Zeitspanne, da in dem für die Art wichtigen Ermatinger Bekken die «Gemeinschaftliche Wasserjagd» ausgeübt wird (vgl. Zuur 1982).

2.4. Bläßhuhn

Das Bläßhuhn, der schlechteste Taucher unter den hauptsächlichen *Dreissena*-Konsumenten, zeigt die bei der Reiherente ansatzweise, bei der Tafelente bereits deutlich vorhandenen Tendenzen in der Bestandsentwicklung noch ausgeprägter. Auf die Muschelschwemme reagierte es mit 3–5mal höheren Zahlen und konnte dank dem guten Nahrungsangebot die während der Periode A deutliche Herbstspitze nun bis in den Januar hinein halten, es wurde damit zu einem Überwinterer (Abb. 5a, b). Im jüngsten Zeitraum mit dem rückläufigen *Dreissena*-Angebot war es dem Bläßhuhn hingegen nicht mehr möglich, die Herbst- und Frühwinterbestände nochmals zu erhöhen; in allen Monaten liegen die Zahlen von C unterhalb jener von B. Mit der progressiven Erschöpfung der leicht erreichbaren Muschelbänke nahmen die Winterbestände wieder rapide ab, das ausgeprägte Novembermaximum stellte sich erneut ein. Der schwache Märzgipfel von A, der möglicherweise Durchzug markierte, entfiel ab 1969. Die Bedeutung des Untersees in der zweiten Winterhälfte wuchs seit der Periode A stetig, doch fällt im Vergleich zu den erwähnten Tauchenten die größere Konstanz der Anteile in den drei Teilgebieten auf (Abb. 5c). Im Untersee findet jedoch wie bei Reiher- und Tafelente im Laufe des Winters eine Konzentration auf das Fließwasser am See-Ende statt, woraus dort ein Januargipfel und hohe Februar-Märzzahlen resultieren.

2.5. Weitere Arten im Untersuchungsgebiet

In geringer Zahl treten alljährlich weitere Tauchentenarten bei Stein am Rhein auf und ernähren sich, zumindest teilweise, ebenfalls von *Dreissena* (Tab. 1, 2).

Kolbenente *Netta rufina:* Um 1970 stiegen die Spätwinterzahlen plötzlich an und es begannen bis zu 100 Kolbenenten zu überwintern (Schuster 1976). Die Tendenz flachte sich gegen Ende der 70er-Jahre wieder ab, doch blieben die Januarzahlen vom Rhein bei Stein noch immer höher als am gesamten übrigen Bodensee.

Moorente *Aythya nyroca:* Die deutliche Zunahme am Untersee-Ende steht offenbar im Gegensatz zum übrigen Bodensee (Schuster 1976), wo 1976–81 nicht mehr Moorenten gezählt wurden als allein um Stein am Rhein. Der früher ausgeprägtere Herbstgipfel schwächte sich in den vergangenen Jahren durch längeres Verweilen von Einzelvögeln und kleinen Gruppen ab (z. B. drei Moorenten vom 29. 11. 1977 bis mindestens Mitte Januar 1978 bei Stein a/Rh.).

Bergente *Aythya marila:* Wie Reiher- und Tafelente erscheinen Bergenten am Untersee-Ende seit der Wandermuschelinvasion ebenfalls viel häufiger. Die Beobachtungssummen der letzten Jahre sind hier

Tab. 1. Summe aller bei den Wasservogelzählungen im Untersuchungsgebiet erfaßten Individuen und Maximalwerte. – *Total number of individuals in the study area from monthly counts and highest single counts.*

	A 1962/63–1968/69	B 1969/70–1974/75	C 1975/76–1980/81	Maximalzahlen
Netta rufina	81	1524	971	416 (16.3.1975)
Aythya nyroca	7	27	54	10 (14.12.1975)
Aythya marila	14	401	342	85 (17.2.1974)
Clangula hyemalis	4	23	24	6 (16.12.1973)

Tab. 2. Monatliche Durchschnittswerte der fünf Jahre 1976/77–1980/81 im Untersuchungsgebiet (Ug) und am übrigen Bodensee (üB), in Klammer Anzahl der Jahre mit Beobachtungen im betreffenden Monat; n = Totalzahl aller Vögel. – *Mean monthly counts from 1976/77–80/81 in the study area (Ug) and on the remainder of the lake of Constance (üB); number of years with observations in the respective month in brackets; n = sum of all individuals.*

		Sep	Okt	Nov	Dez	Jan	Feb	Mar
Netta rufina	Ug	5 (2)	1,8 (4)	6 (5)	24 (5)	40 (5)	6 (5)	94 (5)
	üB	1265 (5)	2599 (5)	2010 (5)	215 (5)	9 (4)	26 (4)	260 (5)
Aythya nyroca	Ug (n = 40)	0 (0)	0,2 (1)	2,0 (3)	2,6 (3)	1,4 (3)	1,6 (3)	0,2 (1)
	üB (n = 43)	1,4 (3)	1,0 (2)	1,4 (5)	1,6 (5)	1,2 (3)	1,0 (4)	1,0 (3)
Aythya marila	Ug (n = 306)	0 (0)	0 (0)	2,0 (3)	7 (4)	19 (4)	19 (5)	14 (4)
	üB (n = 340)	0 (0)	0,4 (2)	16 (5)	12 (5)	10 (4)	14 (5)	15 (5)
Clangula hyemalis	Ug (n = 22)	0 (0)	0 (0)	0,2 (1)	0,6 (1)	0,6 (1)	1,6 (4)	1,4 (3)
	üB (n = 33)	0 (0)	0,2 (1)	0,2 (1)	0,8 (3)	1,4 (2)	1,8 (4)	2,2 (3)

gleich hoch wie am gesamten übrigen Bodensee, wo die Zahlen, verglichen mit der Zeit um 1970, wieder massiv zurückgingen. Dafür trat dort dem merkwürdigen Frühjahrsmaximum (vgl. Schuster 1976) noch ein Novembergipfel zur Seite, nicht hingegen bei Stein am Rhein. Möglicherweise berühren Durchzügler von den Winterquartieren im nordöstlichen Mittelmeer den Bodensee im Frühjahr häufiger, indem sie dann auf einer direkteren Route heimziehen (U. Glutz briefl., vgl. aber Pedroli 1981c).

Eisente *Clangula hyemalis:* Auch bei dieser Art fällt die seit 1970 erfolgte Massierung der Nachweise im Untersuchungsgebiet auf, nachdem Eisenten früher vor allem am Obersee aufgetreten waren (S. Schuster in Jacoby, Knötzsch & Schuster 1970). Damit steht sie im Gegensatz zu den größeren Meerenten *(Somateria, Melanitta)*, die am See-Ende und Rhein nach wie vor nur selten beobachtet werden.

3. Nahrungsangebot am Untersee-Ende und Hochrhein

3.1. Elemente der Flußlandschaft

Charakteristische Elemente der Flußlandschaft sind:

– Flußbreite relativ groß (150–250 m, minimal 100 m, maximal 300–350 m).

– Wasserstand nicht reguliert, Schwankungen im Winterhalbjahr aber gering, mittlere Oberflächenströmung 0,89 m/sec (0,52–1,22 m/sec), mittlere Strömung 30 cm über Grund 0,69 m/sec (0,30–0,97 m/sec), kleine Stromschnellen nur bei Bibermühle.

– Wassertiefe über größten Teil der Flußbreite im Winter gering (meist 1–3 m), selbst im Bereich der Fahrrinne selten tiefer als 4 m, daneben treten oft Sand- und Kiesinseln hervor.

– Wasserqualität gut, die chemische Belastung liegt unter dem Durchschnitt schweizerischer Fließgewässer (Perret 1977: 84);

Abb. 6. Rhein bei Probestelle D, Blick von Brücke flußaufwärts (vgl. Abb. 1b). – *River Rhine near sample station D, upstream view from bridge (see fig. 1b).*

Fischreichtum, vor allem der Äsche *Thymallus thymallus,* noch immer vorhanden.
– Flußbett zum größten Teil kiesig, mit Steinen, Kalktuffriffen oder -brocken, nur im Bereich einiger Buchten schlickig, nennenswerter Pflanzenbewuchs vor allem am Seeausfluß: dort dichte Bestände von Teichfaden *Zannichellia palustris* und Kammlaichkraut *Potamogeton pectinatus,* die größtenteils bis Mitte Januar absterben; weiter unten vereinzelt mosaikartige Bedeckung durch kleinere Exemplare der genannten Arten sowie *P. crispus.*
– Ufer im Bereich der Siedlungen künstlich (verbaut, Mauern), außerhalb zumindest streckenweise Steinpackungen, auf große Distanzen aber natürlich und steil, oft beidseitig, seltener einseitig mit Misch- oder Auenwald und -gebüsch bestanden (Abb. 6), an einzelnen Stellen Flachufer und -buchten mit kleinen Schilfflächen, bei Werd drei permanente Inseln.

3.2. Nahrungsangebot (Tab. 3)

Die meisten Arten werden an den einzelnen Stellen von Jahr zu Jahr in höchst unterschiedlichen Mengen gefunden, und Schwankungen im Verhältnis von 1:5 sind die Regel; bei Turbellarien, *Bithynia* und Hirudinea kommen in Einzelfällen gar solche von 1:20 vor. Solchermaßen fluktuierende Fundzahlen sind nicht Ausdruck enormer Bestandsschwankungen, sondern des stark geklumpten Verteilungsmusters, wie es für die meisten benthischen Invertebraten charakteristisch ist (z.B. Bloesch 1977). Die mittlere Biomasse (ohne *Dreissena*) aller Probestellen bleibt denn auch von Herbst zu Herbst recht konstant.

Tab. 3. Mittlere Biomasse p (Frischgewicht in g/m²) der Probestellen A–E und T im Herbst der Jahre 1977–80 und im darauffolgenden Frühjahr verbliebener Anteil in %[a]. n = Anzahl Winter mit Probenahmen, x = < 0,1 g/m². Deutsche Namen der Wirbellosen im Anhang. – *Mean autumn biomass p (fresh weight in g/m² of sample stations A–E and T and remaining percentage in the following spring. n = number of winters with sampling; x = < 0,1 g/m². Small invertebrates (less than 7 mm long or 4 mm wide) which are unimportant as food for diving ducks are excluded; see footnote[a].*

	A (n = 4)		B (n = 4)		T (n = 2)		C (n = 3)		D (n = 3)		E (n = 2)[c]		Mittel	
	p	%	p	%	p	%	p	%	p	%	p	%	p	%
Turbellaria	0,8	22	0,3	25	0,7	16	0,8	31	1,6	16	0,4	(37)	0,8	21
Bithynia	8,7	16	1,0	20	0,1	–	2,3	30	2,4	45	–	–	2,4	23
Dreissena	6484	0,5	6848	1,4	9489	7	3562	7	674	4,7	194	(27)	4542	4
Hirudinea	14,9	70	5,3	78	0,8	46	34,4	50	18,9	37	6,6	(56)	13,5	53
Gammaridae	4,2	40	2,4	32	0,8	33	2,1	18	3,2	22	0,3	–	2,2	29
Hydropsyche														
7–10 mm	0,4	39	17,7	14	2,8	15	11,4	30	5,8	50	11,7	(17)	8,3	23
11+ mm	2,3	19	52,8	7	6,1	16	33,6	12	13,3	24	21,1	(30)	21,5	15
Rhyacophila	x	–	0,1	–	x	–	0,2	–	x	–	1,6	(46)	0,3	–
weitere Arten/ *other species*[b]	0,1	–	–	–	0,1	–	2,3	–	2,6	–	0,1	–	0,9	–
Biomasse ohne/ *without Dreissena*	31,4	45	79,6	14	11,4	19	87,1	31	47,8	33	41,8	(31)	49,9	31
Biomasse mit/ *with Dreissena*	6515	0,7	6928	1,5	9500	7	3649	8	722	6,5	236	(28)	4592	4,4

[a] Nicht berücksichtigt sind kleine Arten (< 7 mm lang bzw. 4 mm breit), welche als Entennahrung keine Rolle spielen. Gefunden wurden zusätzlich: *Ancyclus, Potamopyrgus jenkinsi,* kleine Oligochaeta, weitere Ephemeroptera-Larven, Chironomidae-Larven (im Frühjahr) u. a. Diptera-Larven. Die Gewichtssumme der nicht berücksichtigten Individuen beträgt höchstens 5 % der gesamten Biomasse. Wie wenig kleine Individuen zum Gewicht beitragen, zeigt folgender Vergleich, der die kleinsten noch berücksichtigten Individuen betrifft: Bei 10 159 *Dreissena* besaßen die 7–10 mm langen Individuen 28,6 % Individuen-, aber nur 4,3 % Gewichtsanteil, und 7–10 mm lange *Hydropsyche*-Larven sind 3,9 mal leichter als solche von 11+ mm Länge (n = 691).

[b] *Radix, Sphaerium/Pisidium,* Oligochaeta, *Baetis* sp.-Larven, *Aphelochirus aestivalis,* Coleoptera, weitere Trichoptera-Larven *(Limnophilus* u. a.), unbestimmte Insekten.

[c] Die Frühjahrsanteile beziehen sich auf ein einziges Jahr.

Dreissena: Die Wandermuschel ist bei A, B und T mit mindestens 99%, bei C, D und E mit 82–98% der Biomasse vertreten! Als höchste Siedlungsdichten wurden 1977 bei A und B 11750 g/m^2 resp. 10451 g/m^2, bei T 1980 10581 g/m^2 ermittelt. Solche Vorkommen bedeuten eine etwa 5 cm mächtige, kompakte Muschelschicht und enthalten, je nach Anteil der Jungtiere, ca. 70000–90000 Individuen/m^2. Diese Werte sind nicht nur viel höher als alle bisher im Bodensee gefundenen, sondern übertreffen auch deutlich die Maxima im übrigen Mittel- und Westeuropa. Innerhalb des Gebiets nehmen die Siedlungsdichten flußabwärts stetig ab (Ausnahme T: in dem 8,5 m tiefen und strömungsarmen Kolk können sich Wandermuscheln offenbar besonders gut ansiedeln). Näheres siehe Suter (1982b).

Übrige Benthosfauna: Neben *Dreissena* nimmt sich die übrige Biomasse auf den ersten Blick verschwindend gering aus. Es muß aber bereits an dieser Stelle daran erinnert werden, daß die Wandermuschel hier erst seit etwa 1969 vorkommt, und daß es die anderen Invertebraten allein waren, welche die Überwinterung einer selbst im internationalen Vergleich sehr hohen Zahl von Schellenten ermöglichten. Auch in der übrigen Benthosfauna dominiert mit den köcherlosen Köcherfliegenlarven *Hydropsyche* sp. eine Art bzw. Artengruppe. Ihr Anteil beträgt durchschnittlich 66% (40% bei D, 89% bei B), wobei A mit nur 8,6% nicht berücksichtigt ist, denn es gibt verschiedene Hinweise, daß dort die Dichte sehr stark vom Mittelwert des See-Endes abweicht. Da mit dem tiefen Kolk T eine weitere, für die *Hydropsyche*-Bestände des ganzen Gebietes wenig repräsentative Stelle den Mittelwert beeinflußt, darf angenommen werden, daß durchschnittlich statt 30 g/m^2 etwa 40 g/m^2 zu finden sind.

Beachtliche Anteile an der übrigen Biomasse halten auch Egel (Hirudinea) mit bis zu 47% (A), wobei vorwiegend die beiden Arten *Herpobdella octoculata* und *Glossiphonia complanata* beteiligt sind. Von einiger Bedeutung ist zudem das Auftreten der Kiemenschnecke *Bithynia tentaculata* und von Flohkrebsen (Gammaridae). Die Biomassen der übrigen Arten tragen nichts zur Nahrungsgrundlage der Wasservögel bei. Im Gegensatz zu heute waren früher vermutlich noch Kugel- oder Erbsenmuscheln *(Sphaerium, Pisidium)* häufig, denn nach Aussagen einheimischer Fischer sollen leere Schalen oft in riesiger Zahl am Ufer gefunden worden sein.

4. Nahrung (Tab. 4 und 5)

4.1. Schellente

Verglichen mit den folgenden drei Arten ist die Nahrungszusammensetzung der Schellente reichhaltiger, vor allem werden mehr kleine Wirbellose erbeutet. Die meisten solchen sind allerdings nur in der Speiseröhre erfaßbar, und die direkte Vergleichbarkeit mit der Nahrung von Tafelente und Bläßhuhn, deren Oesophagi fast ausnahmslos leer waren, ist deshalb erschwert. Hingegen liegt bei den Reiherenten eine ähnliche Anzahl von Speiseröhreinhalten vor, die jedoch nur aus *Dreissena* bestehen. Der größte Teil des Nahrungsspektrums wird lediglich von nebenbei aufgenommenen Arten bestimmt. Die Hauptnahrung sind *Hydropsyche*-Larven; Wandermuscheln bilden steten und wichtigen Zusatz, daneben scheinen auch Flohkrebse gerne erbeutet zu werden. In den Oesophagi dominiert *Hydropsyche* vor *Dreissena* sowohl in der Frequenz als auch im Zahlenverhältnis verschlungener Individuen mit 10:1. Daß im Ventriculus dieselbe Relation noch 4,5:1 beträgt und die Frequenz der Wandermuschel gar etwas höher ist, mag mit der längeren Aufenthaltsdauer der harten Muschelschalen im Magen zusammenhängen. Immerhin lassen sich bei drei Schellenten zwar Wandermuscheln, aber keine einzige *Hydropsyche* nachweisen. Die Anteile dieser beiden wichtigsten Beutearten am Mageninhalt sind negativ miteinander korreliert ($r = -0{,}613$, $p < 0{,}01$). Gammariden erscheinen im Magen weit weniger häufig als

Tab. 4. Nahrung von 23 Schellenten (7♂, 16♀), erlegt 1978–81 zwischen 2. Januar und 11. Februar. Anzahl: Mittel $\bar{x}$ und Variationsbreite R bezogen auf Verdauungstrakte mit positivem Befund. Deutsche Namen der Wirbellosen im Anhang. – *Diet of 23 Goldeneyes (7♂, 16♀), shot during 1978–81 between 2 January and 11 February. Number: mean $\bar{x}$ and variation R refer to number of digestive tracts containing the species.*

	Oesophagus (n = 7)			Ventriculus (n = 23)		
	Frequenz *frequency* %	Anzahl *number* $\bar{x}$	R	Frequenz *frequency* %	Anzahl *number* $\bar{x}$	R
Bithynia tentaculata/ Potamopyrgus jenkinsi				22	5	1–16
Radix	14	1	1			
Ancyclus	14	4	4			
Dreissena polymorpha	*71*	*13*	*4–34*	*100*	*30*	*2–80*
Glossiphonia complanata	14	1	1			
Herpobdella octoculata	28	7	6–8			
Oligochaeta	14	1	1			
Isopoda	14	1	1			
Gammaridae	*57*	*9*	*1–26*	4	3	3
Insecta indet.	14	1	1			
Ephemeroptera	28	5	1–9			
Heteroptera	14	1	1			
Aphelochirus aestivalis	14	1	1			
Chironomidae				9	2	1–3
Rhyacophila	14	1	1			
Hydropsyche	*100*	*137*	*10–292*	*87*	*137*	*6–358*
Lepidostoma hirtum	14	3	3	4	10	10
Samen / *seeds* indet.				4	2	2
Zannichellia palustris				8	1	1
Potamogeton pectinatus				4	1	1

Tab. 5. Nahrung aus dem Muskelmagen von 25 Reiherenten (10♂, 15♀), 20 Tafelenten (10♂, 10♀) und 10 Bläßhühnern (4♂, 5♀, 1?), erlegt 1978–81 zwischen 2. Januar und 14. Februar (1♀ Reiherente vom 4. Dezember). Angaben wie bei Schellente, Tab. 4. – *Diet from the gizzards of 25 tufted Ducks, 20 Pochards and 10 Coots, shot during 1978–81 between 2 January and 14 February. Information as in table 4.*

	Aythya fuligula			*Aythya ferina*			*Fulica atra*		
	Frequ.	$\bar{x}$	R	Frequ.	$\bar{x}$	R	Frequ.	$\bar{x}$	R
Bithynia/Potamopyrgus	16	6	1–17						
Dreissena	*100*[a]	*26*	*2–67*	*100*	*29*	*2–64*	*100*	*41*	*1–71*
Hirudinea							20	1	1
Insecta indet.	8	4	2–6				20	2	1–2
Ephemeroptera	4	1	1						
Chironomidae	8	2	1–2				20	56	8–104
Hydropsyche	28	5	1–24	35	3	1–8	50	1	1–2
Samen / *seed* indet.	4	4	4	5	1	1			
Zannichellia	8	4	1–6						
Sproßteile / *stems*	16	–[b]		15	–[c]		100	–[e]	
Oedogonium				5	–[d]				

[a] 6 Reiherenten mit Oesophagusinhalt: nur *Dreissena* ($\bar{x}$ = 3, R: 1–6).
[b] Geringe Mengen, nur 1♀ mit 1,3 g.
[c] 0,2–0,8 g.
[d] 7,5 g, davon 1,5 g im Oesophagus, nur 1 weitere Tafelente mit Oesophagusinhalt: 22 *Dreissena*.
[e] 4 Ex. mit <0,5 g, übrige 0,9–5,5 g, vorwiegend *Zannichellia*.

in der Speiseröhre, zweifellos sind sie dort viel schwieriger nachzuweisen. Eine einzige Beobachtung betrifft Beutetiere, die nicht durch Tauchen erlangt wurden: Am 19.3.1981 pickte ein ♀ schlüpfende Insekten von der Wasseroberfläche ab.

4.2. Reiherente

Dreissena ist fast ausschließliche Nahrung, übrige Invertebraten werden vergleichsweise selten aufgenommen. 13 der 25 untersuchten Vögel hatten nur Wandermuscheln gefressen, und in allen 6 Oesophagi, die Nahrung enthielten, fanden sich einzig diese Mollusken. Solche einseitige Nahrungswahl wird durch die Feldbeobachtungen bestätigt. Wie bei der Schellente kann es im Frühjahr vorkommen, daß bei günstiger Gelegenheit schlüpfende Insekten aufgepickt werden.

4.3. Tafelente

Die Tafelente konzentriert sich ebenso einseitig auf Wandermuscheln und nutzt wie die vorige Art bisweilen auch günstige Gelegenheiten (schlüpfende Insekten oder einen Klumpen Kappenalgen *Oedogonium* sp.). Die Magenuntersuchungen stimmen ebenfalls mit den Feldbeobachtungen überein. Im Gegensatz zur sonst bedeutenden Rolle der Vegetabilien im Nahrungsspektrum der Tafelente wird das Angebot an Laichkräutern und Teichfaden kaum genutzt (vgl. Bläßhuhn).

4.4. Bläßhuhn

Selbst das Bläßhuhn erbeutet angesichts des riesigen Angebots hauptsächlich Wandermuscheln. Daneben frißt es auch regelmäßig, aber in geringeren Gewichtsanteilen Pflanzen. Wie die Tauchenten, kann es bei günstigen Gelegenheiten weitere Wirbellose aufnehmen, z.B. schlüpfende Imagines oder kleine Chironomidenlarven, die sich im Spätwinter oft in größerer Zahl an den übriggebliebenen Stengeln von *Potamogeton pectinatus* finden. Im Gegensatz zu den ausgedehnten Kammlaichkrautfeldern des Ermatinger Beckens, die bereits im Oktober absterben (Schuster 1976, Zuur 1982), halten sich im Fließwasser um Stein am Rhein kleinere Bestände dieser Art[2] bis in den März hinein und dienen den Bläßhühnern als Nahrung. Tauchen nach Wasserpflanzen läßt sich in allen Monaten beobachten, wird aber im Oktober und anfangs November häufiger ausgeübt (max. 260 Bläßhühner am 1.11.1977) und gewinnt gegen Ende Winter, wenn die *Dreissena*-Vorräte aufgebraucht sind, nochmals an Bedeutung. Zur selben Zeit beweiden vereinzelte Gruppen von 50–200 Vögeln auch ans Wasser angrenzende Wiesen und Wintersaatfelder (früheste Beobachtung am 28.1.1981). Wenn auch Einzelvögel lokal und kurzfristig weitere Nahrungsquellen, z.B. Algen, erschließen können, so bleibt doch *Dreissena* für die meisten Bläßhühner während des ganzen Winters die Nahrungsgrundlage.

5. Weitere Faktoren

Über den Wert eines Wasservogel-Überwinterungsgebietes entscheidet nicht nur das Nahrungsangebot, sondern auch eine Reihe weiterer Bedingungen, die möglichst gut erfüllt sein sollten.

5.1. Erreichbarkeit der Nahrung

Die beim Tauchen verbrauchte Energie muß geringer sein als der Bruttogewinn; dies bedeutet, daß die zum Erlangen der Nahrung nötige Tauchtiefe nicht zu groß sein darf. Sie kann aber innerhalb der artspezifischen Grenzen in der Tauchkapazität mit zunehmender Dichte der Beute größer werden. Das Untersuchungsgebiet bietet beides, enormes Nahrungsangebot in durchgehend geringer Tiefe: Auf der

[2] Es handelt sich dabei wohl um die wahrscheinliche Hybridsippe «*P. helveticus*», die auch im Winter grün bleibt (Lang 1973, Hess, Landolt & Hirzel 1976).

7,2 km langen Strecke zwischen See-Ende und Bibermühle liegen bei durchschnittlichem winterlichen Wasserstand von etwa 132 ha nutzbarer Benthosfläche ca. 122 ha (92%) zwischen 0 und 4 m Tiefe, die übrigen 10 ha (8%) zwischen 4 und 9 m.

Die mit 0,89 m/sec recht bedeutende mittlere Strömungsgeschwindigkeit vergrößert den Energieverbrauch des Tauchens und hindert den Vogel an der Einhaltung eines stationären Standortes. Die Tauchenten bekunden mit dieser Strömungsgeschwindigkeit aber wenig Mühe, während es Hinweise gibt, daß das Bläßhuhn sich bereits an der Grenze seiner Leistungsfähigkeit bewegt und die Wasserströmung nur dank des üppigen Nahrungsangebots in Kauf nehmen kann (Suter 1982c).

5.2. Schlaf- und Ruheplätze

Das Vorhandensein einer offenen, strömungsarmen und ungestörten Wasserfläche als Schlafplatz ist für Schellenten essentiell. Eine solche ist im untersten Rheinsee vorhanden (vgl. Abb. 1b und ausführliche Beschreibung von Leuzinger 1972). Die gesamte Schellentenpopulation benutzt diesen einen Schlafplatz während des ganzen Winters, wobei im März bei Einzelvögeln Anflugstrecken bis 15 km vorkommen.

Reiher- und Tafelenten schlafen in der ersten Winterhälfte, wenn die Nahrungsplätze noch in Seenähe liegen, am selben Ort, wegen der nächtlichen Tauchaktivität allerdings meist am Tage. Bläßhühner hingegen suchen ausnahmslos direkt am See-Ende oder im Rhein liegende, den Tauchplätzen unmittelbar benachbarte Stellen auf. Dank der genügenden Breite und der stark gegliederten Topographie sind solche reichlich vorhanden. Beliebt sind große Kiesbänke, strömungsarme Buchten oder von der Landseite her ungestörte Steiluferstrecken. Schellenten dienen dieselben Stellen tagsüber als Ruheplätze; sie verlassen aber selbst an Kiesbänken höchst selten das Wasser, um auf Steinen zu ruhen (Näheres bei Leuzinger 1972). Auch Reiher- und Tafelenten benutzen diese Stellen als Ruheplätze und die weiter flußabwärts gelegenen in der zweiten Winterhälfte zum Schlafen.

5.3. Störungen

Art und Ausmaß von Störungen sind wichtige Einflußgrößen auf die Eignung eines Gewässers als Überwinterungsgebiet von Wasservögeln. Der Einzug der Reiherenten, Tafelenten und Bläßhühner am See-Ende verspätet sich gegenüber allen anderen Bodenseeteilen um etwa zwei Monate (vgl. S. 79), obwohl die Nahrungsplätze schon im Herbst auch bei etwas höherem Wasserstand optimal ausgenutzt werden könnten. Dies wird offensichtlich durch die starken, bis weit in den Oktober andauernden Wassersportaktivitäten verhindert, welche auf dem relativ schmalen Rheinsee und erst recht auf dem Rhein selbst mit gegenüber anderen Bodenseeteilen unvergleichlich höheren Bootsdichten keine ungestörten Wasserflächen mehr übrig lassen.

Aber auch in den Wintermonaten, wenn der Wassersport entfällt, befahren Fischerboote fast täglich den Rhein (Ausnahme Februar: Schonzeit). Dazu kommt die Jagd, die von Anfang Januar bis Mitte Februar unterhalb Stein an 2–8 Tagen, am See-Ende etwa 10mal, aber jüngst nur noch am frühen Morgen oder Abend ausgeübt wird. Folgen sind nicht nur die Störungen am Jagdtag selbst, sondern eine vermehrte Störanfälligkeit der Tauchenten ab Anfang Januar auf harmlose Objekte, wie Fischerboote, Spaziergänger usw.

6. Diskussion

6.1. Nahrungsangebot

Wandermuschel: Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß ihre Siedlungsdichten bei Stein am Rhein mit Abstand die höchsten der bisher in Mittel- und Westeuropa ermittelten sind. Leider gibt es mit Ausnahme des Neuenburger Sees noch keine Dichteuntersuchungen an weiteren Gewäs-

Tab. 6. Benthosfauna (g/m² Frischgewicht) an für Tauchenten bedeutsamen Durchzugs- und Überwinterungsgewässern (Ausnahme: Bloesch 1977 und ev. Ankar & Elmgren 1978). Durchschnittswerte; Maximalwerte mit * bezeichnet. – *Benthic fauna (g/m² fresh weight) from important resting and wintering grounds of diving ducks (exceptions: Bloesch 1977 and possibly Ankar & Elmgren 1978), mean values (* = maxima).*

Ort / *area*	hauptsächliche Molluskenart / *main mollusc species*	Biomasse / *biomass*		Quelle / *source*
		nur Mollusken / *molluscs only*	gesamt / *total*	
Süsswasser / fresh water				
Untersee-Ende/Rhein (CH, D)	*Dreissena*	4542	4592	vorliegende Untersuchung
Rhein, Kaiseraugst (CH, D)	–		2	Bloesch 1977
Aare, Beznau (CH)	–		23	Bloesch 1977
Bodensee, Konstanz (D)	*Dreissena*	39	45	Streit & Schröder 1979
Neuenburger See (CH)	*Dreissena*	1353	1355	Pedroli 1981 a
Innstau Egglfing (D, A)	–		ca. 500	Reichholf 1975
Ringsjön-See (S)	*Pisidium* spp.	6*	23*	Nilsson 1972 a
Marin				
Bjärred, Öresund (S)	*Mytilus*	238*	298*	Nilsson 1969
Bjärred, Öresund (S)	*Mytilus*	311*	321*	Nilsson 1972 b
Bjärred, Öresund (S)	*Cardium*	64*	79*	Nilsson 1972 b
Nordre älv-Ästuar (S, Westküste)	*Mya arenaria*	681*	>681*	Pehrsson 1976
Askö (S, Ostküste)	*Macoma*	ca. 160	350	Ankar & Elmgren 1978
Ostsee	*Macoma, Mytilus*		45–640 (3000)*	versch. Autoren in Nilsson 1980

sern, die seit der Besiedlung durch diese Molluske ebenfalls große Scharen überwinternder Wasservögel angezogen haben. Im Neuenburger See findet man in den Wasservögeln zugänglichen Geröllzonen mit durchschnittlich 1353 g/m² (188–2608 g/m²) etwa die vierfach geringere Biomasse als im Rhein (Pedroli 1981a). Auch in marinen Gebieten, die im Winter große Tauchentenscharen beherbergen, und wo Muscheln sehr hohe Anteile an der Biomasse halten, sind diese viel niedriger (Tab. 6)[3]. Damit wird verständlich, warum sich im verhältnismäßig kleinen Untersuchungsgebiet derart riesige Tauchenten- und Bläßhuhnzahlen konzentrieren können.

[3] Die Ergebnisse zahlreicher weiterer Arbeiten lassen sich nicht vergleichen, da dort statt Frischgewichte Individuenzahlen oder Trockengewichte angegeben sind. M.E. sind Gewichtsangaben Individuenzahlen in solchen Angebotsstudien vorzuziehen.

Übrige Benthosfauna: Die übrigen benthischen Invertebraten dienten vor der Wandermuschelinvasion und auch heute wieder jeden Winter bis über 2000 Schellenten als Hauptnahrung. Ihre Biomasse ist im Vergleich zu den wenigen erhältlichen Daten anderer Fluß- oder Seeabschnitte mit kiesig-steinigem Substrat ebenfalls sehr hoch. Bei Anwendung der fischereibiologischen Einstufung, welche das fischereiliche Ertragsvermögen entsprechend der Biomasse des Nährtierbestandes klassiert, handelt es sich beim Rhein im Untersuchungsgebiet um ein reiches Gewässer (über 40 g/m²), während er auf der Höhe von Kaiseraugst (Tab. 6) nur noch das Prädikat «arm» erreicht (< 10 g/m²). Die Aare bei Beznau liegt im Zwischenbereich (10–40 g/m²), das Litoral des Bodensees bei Konstanz-Egg an der Grenze «arm-mittel». Nach Bloesch (1977) spielt die Beschaffenheit des Flußgrundes eine wesentliche Rolle für dessen Besiedlung. Günstig sind entweder schlam-

mige Böden (nährstoffreich!) oder ein sehr grobkörniger Untergrund mit losen Steinen, dessen zahlreiche interstitielle Räume ein gutes Angebot an Refugien gewährleisten. Weniger geeignet sind Sand- und Feinkiesböden von gleichmäßiger Partikelgröße, die dauernd von der Strömung umgewälzt werden. Der Rhein bei Kaiseraugst weist solche Böden auf. Im Rheinbett bei Stein sind es dagegen die Kalktuffriffe und -brocken, die losen größeren Steine und der Grobkies, welche mit ihren interstitiellen und Totwasserräumen, den zahllosen Löchern im Tuff und der großen Menge abgelagerter *Dreissena*-Schalen beste Voraussetzungen schaffen, die insbesondere von den Trichopteren *(Hydropsyche)* entsprechend genutzt werden. Die Arten dieser Gattung sind typische Fließwasserformen, welche Strömungsgeschwindigkeiten von mindestens 0,3 m/sec benötigen (*H. fulvipes:* Scott1958) und gerade in Seeausflüssen hohe Dichten erreichen (Macan & Worthington 1972). In den Kalktuffeldern, *einer Eigenart des Rheins* auf einer 15 km langen Strecke vom Ausfluß aus dem Untersee abwärts, fanden bereits Zimmermann (1964) und R. Staub (in Leuzinger 1972) eine ähnliche Dominanz der *Hydropsyche*-Larven. Die Tauchplätze der Schellenten befinden sich oft über solchen Tuffeldern (Karte bei Leuzinger 1972). Eine genaue Kartierung der Tauchplätze zeigte aber, daß ebenso häufig unmittelbar daneben getaucht wird. Tatsächlich sind *Hydropsyche*-Larven auf tuffarmem, aber sonst geröllreichem Substrat nicht weniger häufig (z.B. Probestellen B, C, E: Tab. 3).

6.2. Nahrung und Nutzung des Angebotes

Die *Schellente* ernährte sich am Untersee-Ende/Rhein vor der Ankunft der Wandermuschel entsprechend dem Angebot fast ausschließlich von *Hydropsyche,* stellte sich aber bei Ankunft der fremden Molluskenart ab 1968/69 sofort darauf um (Leuzinger 1972). Diese neue Gewohnheit war vermutlich nicht von langer Dauer, und bald gewannen die Köcherfliegen offensichtlich den größten Teil ihrer alten Bedeutung zurück. Heute sind sie trotz des immensen Muschelangebots wieder Hauptnahrung, wenn auch *Dreissena* stete und wichtige Ergänzung geblieben ist und für Einzelvögel sogar noch immer an erster Stelle stehen kann. Die Schellente nutzt also nicht die im Angebot absolut dominierende Art, obwohl Muscheln in marinen Habitaten neben Crustaceen meist die wichtigste Nahrungskomponente darstellen (Übersichten in Bauer & Glutz 3, 1969, Schorger in Palmer 3, 1976, und weitere Autoren). Trichopterenlarven werden aber in den meisten Süßwasserhabitaten bevorzugt erbeutet, und *Bucephala* ist offensichtlich auf die Aufnahme kleiner Organismen von festem Substrat spezialisiert (Suter 1982c). Im Untersuchungsgebiet bei Stein hat die Schellente trotz verbesserter Nahrungsgrundlage nicht zugenommen, hingegen am übrigen Bodensee, wo *Dreissena* angesichts der geringen Dichten übriger Wirbelloser wohl zur Hauptnahrung geworden ist.

Reiherente, Tafelente und *Bläßhuhn* haben ihre Zahlen in allen Teilgebieten einzig aufgrund der Wandermuscheln vervielfacht. Die geringen Winterbestände am Untersee-Ende/Rhein vor 1968/69 (durchschnittliche Maximalwerte 250, 400 resp. 1500) zeigen, daß diese Arten im Gegensatz zur Schellente die Benthosfauna ohne *Dreissena* nicht zu nutzen vermochten. Es ist bezeichnend, daß Tafelente und vor allem Bläßhuhn als ausgeprägtere Pflanzenfresser häufiger als die Reiherente waren, während die Reihenfolge heute gerade umgekehrt ist.

Die starke Abhängigkeit dieser drei Arten von der *Dreissena*-Population im Bodensee, gepaart mit unterschiedlichen Tauchleistungen, manifestiert sich in ihren saisonalen und längerfristigen Bestandsentwicklungen (Tab. 7). Schellente und Reiherente vermögen gut zu tauchen und erreichen regelmäßig Tiefen von über 4 m, Tafelente und Bläßhuhn bleiben als schlechte Taucher meist darunter (Übersicht in Bauer & Glutz 3, 1969; Willi 1970). Die Reiherente nahm in allen Ge-

Tab. 7. Vergleich der Bestandsentwicklung und des saisonalen Maximums bei Schellente, Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn. A = 1962/63–68/69, keine *Dreissena;* B = 1969/70–74/75, Bestandsexplosion bei *Dreissena;* C = 1975/76–80/81, *Dreissena* wieder rückläufig. – *Comparison of numbers and seasonal peaks of Goldeneye, Tufted Duck, Pochard and Coot. A = 1962/63–68/69, no Dreissena present; B = 1969/70–74/75, massive increase of Dreissena; C = 1975/76–80/81, decrease of Dreissena.* (Zunahme = *increase,* Abnahme = *decrease.)*

		Untersee-Ende/Rhein *study area*	übriger Untersee *remaining*	Obersee
Bestandsentwicklung / *numbers*				
A–B: *Bucephala clangula*		± konstant	Zunahme	Zunahme
Aythya fuligula		Zunahme sehr stark	Zunahme sehr stark	Zunahme sehr stark
Aythya ferina		Zunahme stark	Zunahme stark	Zunahme sehr stark
Fulica atra		Zunahme stark	Zunahme stark	Zunahme stark
B–C: *Bucephala clangula*		± konstant	Abnahme	Zunahme bis Jan, Abnahme ab Feb
Aythya fuligula		Zunahme	Zunahme bis Jan, konstant ab Feb	Zunahme bis Dez, Abnahme ab Jan
Aythya ferina		Zunahme bis Feb, Abnahme im Mar	Zunahme bis Nov, Abnahme ab Dez	Zunahme bis Nov, Abnahme ab Dez
Fulica atra		Zunahme bis Dez, Abnahme ab Feb	Zunahme bis Jan, Abnahme ab Feb	Abnahme
Saisonales Maximum / *seasonal peak*				
Bucephala clangula	A	Dez–Jan	Jan–Feb	Feb–Mar
	B	Dez–Feb	Jan–Feb	Feb
	C	Jan–Feb	Dez	Jan
Aythya fuligula	A	Dez	Nov	Dez
	B	Jan–Feb	Nov	Dez
	C	Jan	Nov	Nov
Aythya ferina	A	Nov	Okt	Nov–Dez
	B	Jan	Nov	Nov
	C	Dez–Jan	Nov	Nov
Fulica atra	A	Dez	Okt–Nov	Nov
	B	Jan	Okt–Nov	Nov
	C	Jan	Nov	Nov–Dez

bieten von A–B am stärksten zu und konnte auch von B–C, bei stets geringerem herbstlichem Muschelangebot und schnellerer Erschöpfung im Laufe des Winters, noch in den meisten Monaten ihre Bestände steigern. Für die Tafelente geht das Muschelangebot vorher zur Neige, deshalb nahmen ihre Bestände von B–C früher im Winter wieder ab. Beim Bläßhuhn ist diese Tendenz noch ausgeprägter, mit Ausnahme des übrigen Untersees: dort können Vegetabilien offenbar einen gewissen Ersatz bieten. Die Bestandsentwicklung der Schellente am Untersee-Ende weicht infolge der verschiedenen Ernährung ab und beeinflußt wohl auch das Muster am übrigen Untersee; am Obersee hingegen fügt sich *Bucephala* als Muschelfresserin gut ins Bild der übrigen *Dreissena*-Konsumenten ein.

Obwohl die Wandermuschel ihr Areal in Europa schon seit langem ausweitet, blieben Bestandsexplosionen solchen Ausmaßes offenbar auf die Seen am Nordalpenrand beschränkt. Dieses Gebiet war schon vorher ein Zentrum winterlicher Tauchentenverbreitung in Europa, und es erstaunt deshalb nicht, daß an den meisten größeren Seen enorme Zuwachsraten bei den wichtigsten Tauchentenarten und Bläßhühnern zu verzeichnen waren (Genfer See: Géroudet 1966, 1978; Neuenburger See: Pedroli 1981a, b; Bodensee: Leuzinger & Schuster 1970, Jacoby & Leuzinger 1972, Schuster 1976).

Nutzung des Angebots: Der Verlust von durchschnittlich 96% (bei Stelle A bis 99,9%!) der *Dreissena*-Biomasse während des Winters ist allein durch die Konsumation der Wasservögel bedingt, die natürliche Mortalität fällt nicht ins Gewicht (Suter 1982b). Eine solch effektive Nutzung ist im Vergleich zu bekannten Werten ungewöhnlich. Am Neuenburger See beträgt der Fraßverlust 15–25% (Pedroli 1981a), und aus Polen wurde eine maximale Nutzung von 20% der Wandermuscheln durch Bläßhühner am Gopło-See beschrieben (Mikulski et al. 1975). An der Südküste Schwedens werden lokal etwa 20–50% der herbstlichen Molluskenbiomasse *(Cardium, Mytilus, Hydrobia)* gefressen (Nilsson 1980), und vom Mississippi (Iowa) gibt es Angaben von 25% (v.a. *Sphaerium transversum,* Thompson 1973). Nutzungswerte von 90% können Tauchenten sonst offenbar nur bei schlammbewohnenden Wirbellosen erreichen (Willi 1970).

6.3. Weitere Faktoren

Das Untersuchungsgebiet besitzt nicht nur ein riesiges Nahrungsangebot, sondern auch weitere Eigenschaften, welche eine optimale Ausbeutung der Ressourcen zulassen. Die dazu notwendigen Tauchtiefen sind überall sehr gering, und infolge der starken Gliederung des Rheinlaufs bieten sich zahlreiche als Ruhe- oder Schlafplätze geeignete Stellen an. Den in der Wahl des Schlafplatzes sehr anspruchsvollen Schellenten steht mit dem ruhigen Becken am Untersee-Ende eine geeignete Wasserfläche in geringer Entfernung von den Tauchplätzen zur Verfügung. Die große Störungsdichte und die verhältnismäßig starke Strömungsgeschwindigkeit, welchen die Wasservögel ausgesetzt sind, wirkten sich neben den positiven Faktoren bisher nicht so aus, daß die optimale Nutzung des Gebiets beeinträchtigt worden wäre. Das Untersee-Ende und der anschließende Rheinabschnitt stellen für die Tauchenten und Bläßhühner eine geschlossene ökologische Einheit dar, indem sie während eines großen Teils des Winters sämtliche Ansprüche dieser Arten befriedigen, was anschließende Seeteile nicht können. Das Gebiet ist deshalb mehr als nur eine «funktionelle Einheit» im Sinne Tamisiers (1978/79, 1981). Jener Begriff besagt ja nicht mehr als daß auf einer Fläche mit ziemlich gleichmäßig verbreitetem Nahrungsangebot, aber unregelmäßiger Streuung günstiger Schlafplätze, die einzelnen «Populationen» von ihrem Schlafplatz aus immer etwa dieselben sich nicht überlappenden Nahrungsgründe aufsuchen.

6.4. Bedeutung und Zukunft des Gebiets

An keiner anderen Stelle im mitteleuropäischen Binnenland gibt es auf so kleinem Raum derartige Massierungen überwinternder Tauchenten. Die Bestände von Schell-, Reiher- und Tafelente sind jeder für sich von internationaler Bedeutung, im Spätwinter auch die Kolbenentenzahlen; Zwergtaucher *(Tachybaptus ruficollis)* sowie Stock- und Krickente *(Anas platyrhynchos* und *crecca)* erreichen national bedeutsame Werte (Leuzinger 1976). Wenn auch die Wandermuschel im Gebiet eine neue Erscheinung ist und ihre Siedlungsdichte bereits wieder zurückgeht, so wird sie wohl nicht verschwinden, sondern sich auf tieferem Niveau stabilisieren. Mit dieser Entwicklung ging bisher nicht eine Abnahme der *Dreissena*-Konsumenten, sondern eine Verkürzung ihrer Verweildauer einher (Abb. 3–5 und Tab. 7).

Die immense Bedeutung für Schellenten, die das Gebiet zu Beginn der Wandermuschelinvasion zu verlieren drohte (Leuzinger 1972), hat sich erhalten können. So lagen die Höchstwerte zwischen 1967/77 und 1981/82 alljährlich zwischen 1500 und 2300, und der durchschnittliche Anteil der Januarzahlen am gesamten Bodenseebestand von 1972–82 bei 38 ± 7%. Es gibt in Zentraleuropa nur zwei Gebiete, deren Schellentenzahlen sich mit denjenigen am Bodensee messen können: Genfer See und Innstauseen an der deutsch-österreichischen Grenze. Am Genfer See lagen die

Zahlen vor dem Auftreten der Wandermuschel unter 1000, erreichten im Januar 1966 3291 Exemplare und pendeln seit 1967 zwischen 1846 (1971) und 3200 (1980), wobei sich für diesen Zeitraum eine geringe Zunahme sichern läßt ($p < 0{,}05$; Zahlen aus Leuzinger 1969, Géroudet 1966, 1970ff.). In Bayern nahm der Winterbestand zwischen etwa 1960 und 1978 von 3000 auf 8000 zu. Etwa 72% der Schellenten werden auf Stauseen gezählt, die meisten am unteren Inn und dort vor allem auf dem Egglfinger Stau (1971–78: min. 1008, max. 4174, Reichholf 1979). Damit sind einzig jene Schellentendichten mit denen von Stein am Rhein vergleichbar.

Leuzingers Worten zum Schutz dieses Gebietes und Vorschlägen zu Verbesserungsmaßnahmen (1972: 231f., 1976: 163f.) ist wenig beizufügen. Wenn in Zukunft keine wasserbaulichen Maßnahmen durchgeführt werden und die Störungen durch Wassersport und Jagd statt anzuwachsen verringert werden können, wird sich die Bedeutung für die Tauchenten, zumindest jedenfalls die Schellente, erhalten.

Dank. Die Arbeit baut auf den Untersuchungen von H. Leuzinger auf. Die gemeinsamen monatlichen Wasservogelzählungen und die zahlreichen Diskussionen waren für mich von größtem Wert. Prof. Dr. U. Glutz von Blotzheim weckte meine Begeisterung für Wasservogelökologie und stand mir als Lehrer und Betreuer dieser Arbeit jederzeit mit Rat zur Seite. Dr. J. Bloesch (Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz, EAWAG) stellte die umfangreiche Probenahmegerätschaft zur Verfügung und beriet mich in limnologischen Fragen. P. Stirnemann führte die Taucharbeiten durch, die Jagdgesellschaften in Stein am Rhein und Wagenhausen überließen mir zahlreiche Enten und Bläßhühner und meine Frau besorgte die Reinschrift des Manuskripts. Von der Ornithologischen Arbeitsgemeinschaft Bodensee (S. Schuster) erhielt ich die Wasservogelzähldaten des Bodensees, Dr. R. Furrer korrigierte das Summary und zahlreiche weitere Personen und Amtsstellen waren in irgendeiner Weise behilflich. Ihnen allen, ganz besonders aber auch meinen Eltern für ihr Verständnis und die Unterstützung der Studienwahl, gilt mein herzlichster Dank.

Zusammenfassung, Summary

Am Untersee-Ende und anschließenden, etwa 7–10 km langen Hochrheinabschnitt (Bodensee) überwintern seit langem alljährlich etwa 2000 Schellenten *Bucephala clangula;* seit der Besiedlung durch Wandermuscheln *Dreissena polymorpha* auch bis zu 45000 Reiherenten, Tafelenten und Bläßhühner *(Aythya fuligula, A. ferina* und *Fulica atra)* in einer ziemlich geschlossenen Population. Die Arbeit beschreibt Bestandsentwicklung und Phänologie (im Vergleich zum übrigen Bodensee), Nahrungsangebot und Nahrung der vier Arten und unterstreicht den Wert dieser Gewässerstrecke von internationaler Bedeutung.

Winterbestände. Abb. 2–5 und Tab. 7. *Schellente:* Die Zunahme als Folge der Wandermuschelschwemme am Bodensee fand nur außerhalb des Untersuchungsgebietes (wo die Zahlen stabil blieben) statt. Der heutige Winterbestand am Bodensee liegt mit gegen 5000 Vögeln doppelt so hoch wie vor 1969: der Anteil am Rhein beträgt zu dieser Zeit etwa 40%. Trotz geringen Unterschieden in den Teilgebieten (relativ später Einzug am See-Ende) ergibt sich überall das Bild eines reinen Überwinterers. – *Reiherente:* Sie erhöhte mit der Muschelschwemme ihre Bestände am Bodensee in allen Teilgebieten auf mehr als das 10fache. Bei unverändert hohen Herbstzahlen, aber rückläufiger *Dreissena*-Siedlungsdichte, findet heute bereits wieder im Winter, vorwiegend am Obersee, Wegzug statt (Maximum schon im November). Die saisonal viel konstanteren Reiherentenbestände am Untersee konzentrieren sich im Laufe des Winters mehr und mehr am See-Ende und Rhein, so daß dort ein Mittwintergipfel zustande kommt. – *Tafelente:* Ähnlich Reiherente, aber mit ausgeprägterer Tendenz zu frühzeitigem Verlassen des Obersees, da infolge der geringeren Tauchleistungen das erreichbare Muschelangebot früher zur Neige geht. Durch Konzentration der Unterseevögel auf den Rhein resultiert dort ein Mittwintermaximum, das 60% des ganzen Bodenseebestandes umfaßt. – *Bläßhuhn:* Als noch schlechterer Taucher zeigt es die bei der Tafelente bereits verstärkten Tendenzen in Bestandsentwicklung und Phänologie noch deutlicher. – Weitere Arten: Im Untersuchungsgebiet haben als *Dreissena*-Konsumenten auch Kolbenente *Netta rufina,* Moorente *Aythya nyroca,* Bergente *A. marila* und Eisente *Clangula hyemalis* zugenommen.

Nahrungsangebot am Untersee-Ende und Hochrhein. Tab. 3. Das kiesig-steinige Flußbett, das stellenweise mit Kalktuffen durchsetzt ist (eine lokale Besonderheit!), bietet Wandermuscheln und Köcherfliegenlarven *(Hydropsyche)* besonders gute Lebensbedingungen. Die Siedlungsdichten von *Dreissena* sind mit durchschnittlich 4500 g/m^2 Frischgewicht (und Maximalwerten von 12000 g/m^2) die höchsten bisher in Westeuropa beschriebenen. Die *Hydropsyche*-Bestände von 30–40 g/m^2 (max. 70 g/m^2) sind ebenfalls sehr reich. Das Nahrungsangebot liegt damit um ein Mehrfaches höher

als in anderen wichtigen, im Binnenland oder in marinen Habitaten gelegenen Tauchentengebieten.

Nahrung. Tab. 4 und 5. Schellente: Nicht *Dreissena,* sondern *Hydropsyche*-Larven sind die Hauptnahrung; erstere ist aber wichtiger Zusatz. Schellenten erbeuten vermehrt auch weitere kleine Organismen, z.B. Flohkrebse (Gammariden). Reiherente und Tafelente leben hingegen fast ausschließlich von Wandermuscheln, ebenso das Bläßhuhn, welches aber den ganzen Winter über auch Wasserpflanzen nutzt.

Weitere Faktoren. Weitere Eigenschaften des Gebietes garantieren die optimale Nutzung des enormen Nahrungsangebotes: Durchgehend geringe Wassertiefen (92% von 132 ha sind < 4 m tief), als Schlafplatz am See-Ende geeignete Wasserfläche, reichliches Angebot von Ruheplätzen am Rhein. Durch die Wassersportaktivitäten wird der Einflug der Enten im Herbst stark verzögert; die mannigfachen winterlichen Störungen wirken sich indes dank der Kombination eines großflächig erreichbaren günstigen Nahrungsangebots mit geeigneten Schlaf- und Ruheplätzen kaum aus.

Diskussion. Reiherente, Tafelente und Bläßhuhn sind am ganzen Bodensee stark von *Dreissena* abhängig. Bestandsentwicklung und Phänologie gehen mit den Muschelbeständen einher. Bei abnehmendem *Dreissena*-Angebot der letzten Jahre findet nun bereits im Mittwinter massiver Wegzug statt: desto früher, je geringer die Tauchleistung der betreffenden Art ist. Die Schellente hingegen ist an allen Bodenseeteilen Überwinterer mit Mittwintermaximum. Das Untersee-Ende und der anschließende Hochrhein weisen heute die größten Massierungen überwinternder Tauchenten im mitteleuropäischen Binnenland auf (internationale Bedeutung je für Reiher-, Tafel- und Schellente). Auch wenn die Wandermuschel-Siedlungsdichten wieder zurückgehen sollten, wird das Gebiet dank seiner reichen *Hydropsyche*-Bestände die Bedeutung für Schellenten behalten, sofern keine wasserbaulichen Maßnahmen erfolgen und auch die Störungsfrequenz nicht anwächst.

The significance of the upper Rhine river near the Untersee (lake of Constance) as an important wintering site for diving ducks (Aythya, Bucephala) *and Coots* (Fulica atra)

The 7–10 km long portion of the upper Rhine river at the outlet of the lake of Constance has been the wintering area of about 2000 Goldeneyes *Bucephala clangula* for at least the last 25 years. As a reaction to the invasion and massive increase of the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* in the late sixties up to 45000 Tufted Ducks, Pochards and Coots *(Aythya fuligula, A. ferina* and *Fulica atra)* now also frequent the area. This paper describes numbers and phenology of the four spcies in the study area (compared with those of the whole lake of Constance), their diet and the standing crop of benthic invertebrates and it points out the international significance of this wetland.

Numbers. See fig. 2–5 and table 7. *Goldeneye:* As a reaction to the mussel invasion, since 1969 the total counts of the whole lake doubled from 2500 to 5000 birds in midwinter. In the study area only, numbers have remained stable (reaching at present 40% of the total count). Despite small differences in the three parts of the whole lake (study area, remaining Untersee, Obersee, see fig. 2), e.g. later arrival in the study area, Goldeneyes always show midwinter peaks. – *Tufted Ducks* increased their numbers more than tenfold in all parts of the lake of Constance. Today, with *Dreissena* density decreasing, very high autumn numbers remain unchanged, but many Tufted Ducks leave the area, mainly the Obersee, in midwinter, thus causing a November peak. On the Untersee, numbers are more constant throughout the season, but the birds concentrate more and more in the study area, causing a midwinter peak there. – *Pochard:* Similar to Tufted Duck, but marked tendency to leave the Obersee early. Due to the more limited diving ability of this species, the standing crop of mussels is depleted sooner. – *Coot:* As an even less effective diver, it shows the tendencies in numbers and phenology still clearer than does the Pochard. – Other species: Red-crested Pochard *Netta rufina,* Ferruginous Duck *Aythya nyroca,* Scaup *A. marila* and Long-tailed Duck *Clangula hyemalis* also increased in the study area since the beginning of the *Dreissena* invasion, as they also feed on this mollusc (see tables 1 and 2).

Standing crop in the study area. See table 3. The riverbed is made up of gravel and stones, mixed with tufaceous limestone (an interesting local peculiarity!). It offers particularly good conditions for Zebra Mussels and Caddisfly larvae *(Hydropsyche).* The mean *Dreissena* biomass is 4500 g/m^2 fresh weight, with maximum values up to 12000 g/m^2, being the highest known densities in Western Europe. *Hydropsyche* densities (mean 30–40 g/m^2, maximum 70 g/m^2 fresh biomass) are also very high. The standing crop is thus several times higher than in other important inland or marine diving duck wintering areas (table 6).

Food. See tables 4 and 5. Goldeneye: Main food is not *Dreissena,* but *Hydropsyche,* although mussels are an important supplementary diet. Goldeneyes also prey more upon other small organisms, like Fresh-water Shrimps (Gammaridae). Tufted Ducks and Pochards almost exclusively feed on Zebra Mussels. So do Coots, but these also utilize water plants during the whole winter.

Other factors. There are also other properties of the study area that allow the optimal utilization of the enormous food resource: very shallow depths (92% of the 132 ha area are less than 4 m deep), the presence of a site favourable for roosting on the Untersee near the outlet, many relatively undisturbed sites along the river Rhine convenient for resting. Since there are so many positive factors, the

relatively heavy disturbances in the study area affect the birds only slightly. However, their autumn arrival is delayed because of the sport activities which disturb the waterfowl much more on the narrow water body in the study area than they do on the other, much wider parts of the lake of Constance.

Discussion. Tufted Duck, Pochard and Coot are highly dependent on *Dreissena* on the whole lake of Constance. Their numbers and phenology are a function of the mussel density and availability. With the decline of *Dreissena* for the last few years, many diving ducks and Coots now leave already in midwinter: the earlier, the less effective the diving ability of the species is. Only Goldeneyes show a midwinter peak in all parts of the lake. The lower end of the Untersee and the adjoining upper Rhine river today harbour the largest mass concentrations of diving ducks known in inland Western Europe (international importance for Tufted Duck, Pochard and Goldeneye). Even if the decrease of *Dreissena* continues, the study area will keep its importance for Goldeneyes owing to its high densities of *Hydropsyche,* provided that the still uncorrected river remains unaltered and that the frequency of disturbances does not increase.

Anhang

Verzeichnis der erwähnten Wirbellosen

Turbellaria – Strudelwürmer
Mollusca – Muscheln und Schnecken
Bithynia tentaculata Kiemenschnecke
Potamopyrgus jenkinsi
Radix sp. Schlammschnecke
Ancyclus fluviatilis Flußnapfschnecke
Sphaerium sp. Kugelmuschel
Pisidium sp. Erbsenmuschel
Dreissena polymorpha Wandermuschel
Oligochaeta – Wenigborster (Würmer)
Hirudinea – Egel
Glossiphonia complanata Großer Schneckenegel
Herpobdella octoculata Rollegel
Crustacea – Krebstiere
Isopoda – Asseln
Amphipoda: Gammaridae (Flohkrebse)
Insecta – Insekten
Ephemeroptera – Eintagsfliegen
Baetis sp.
Heteroptera – Wanzen
Aphelochirus aestivalis (Wasserwanze)
Coleoptera – Käfer
Diptera – Zweiflügler
Chironomidae – Zuckmücken
Trichoptera – Köcherfliegen
Rhyacophila sp.
Hydropsyche sp.
Limnophilus sp.
Lepidostoma hirtum

Literatur

ANKAR, S. & R. ELMGREN (1978): The benthic macro- and meiofauna of Askö-Landsort area (northern Baltic proper). Contr. Askö Lab. 11: 1–115.

BAUER, K.M. & U.N. GLUTZ VON BLOTZHEIM (1969): Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 3. Frankfurt a/M.

BLOESCH, J. (1977): Bodenfaunistische Untersuchungen in Aare und Rhein. Teil I: Biologische Bestandesaufnahme. Schweiz. Z. Hydrol. 39: 46–68.

GÉROUDET, P. (1966): Premières conséquences ornithologiques de l'introduction de la «moule zébrée» *Dreissena polymorpha* dans le lac Léman. Nos Oiseaux 28: 301–307. – (1970): Le 17e recensement hivernale (mi-janvier 1970) des oiseaux d'eau en Suisse romande. Ibid. 30: 314–317. – (ff.): Entsprechende Berichte über die Zählungen 1971–81 ibid. 32, 1974, 188–201, 333–339; 33, 1975, 169–176; 33, 1976, 343–350; 34, 1977, 159–164; 34, 1978, 333–340; 35, 1979, 173–180; 35, 1980, 361–368; 36, 1981, 151–156. – (1978): L'évolution du peuplement hivernal des oiseaux d'eau en Suisse romande. Ibid. 34: 207–221.

HESS, H.E., E. LANDOLT & R. HIRZEL (1976): Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Bd. 1, 2. Aufl. Basel und Stuttgart.

JACOBY, H. & H. LEUZINGER (1972): Die Wandermuschel *(Dreissena polymorpha)* als Nahrung der Wasservögel am Bodensee. Anz. orn. Ges. Bayern 11: 26–35.

JACOBY, H., G. KNÖTZSCH & S. SCHUSTER (1970): Die Vögel des Bodenseegebietes. Orn. Beob. 67, Beiheft.

KOERSVELD, E. v. (1951): Difficulties in stomach analysis. Proc. 10th int. Orn. Congr. 592–594.

LANG, G. (1973): Die Vegetation des westlichen Bodenseegebietes. Pflanzensoziologie 17. Jena.

LEUZINGER, H. (1969): Bericht über die nationale Wasservogelzählung 1965/66 und die Mittwinter-Wasservogelzählungen 1967, 1968 und 1969 in der Schweiz und deren Grenzgebieten. Orn. Beob. 66: 163–172. – (1972): Zur Ökologie der Schellente *Bucephala clangula* am wichtigsten Überwinterungsplatz des nördlichen Alpenvorlandes. Ibid. 69: 207–235. – (1976): Inventar der Schweizer Wasservogelgebiete von internationaler und nationaler Bedeutung. Orn. Beob. 73: 147–194.

LEUZINGER, H. & S. SCHUSTER (1970): Auswirkungen der Massenvermehrung der Wandermuschel *Dreissena polymorpha* auf die Wasservögel des Bodensees. Orn. Beob. 67: 269–274.

MACAN, T.T. & E.B. WORTHINGTON (1972): Life in lakes and rivers. London.

MIKULSKI, J.S. et al. (1975): Basic regularities of productive process in the Iława lakes and in the Gopło lake from the point of view of utility values of the waters. Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 101–122.

NILSSON, L. (1969): Food consumption of diving ducks wintering at the coast of South Sweden in relation to food resources. Oikos 20: 128–135. – (1972a): Local distribution, food choice and food consumption of diving ducks on a South Swedish lake. Oikos 23: 82–91. – (1972b): Habitat selection, food choice, and feeding habits of diving ducks in coastal waters of South Sweden during the non-breeding season. Orn. scand. 3: 55–78. – (1980): Wintering diving duck populations and available food resources in the Baltic. Wildfowl 31: 131–143.

PALMER, R.S. (1976): Handbook of North American birds. Vol. 3. New Haven & London.

PEDROLI, J.-C. (1981a): Les relations entre la moule zébrée *Dreissena polymorpha* (Pallas) et les oiseaux aquatiques. Thèse, Université de Neuchâtel. – (1981b): Le régime alimentaire des oiseaux aquatiques hivernants se nourissant de Moules zébrées. Nos Oiseaux 36: 143–150. – (1981c): La phénologie des Fuligules hivernants sur le lac de Neuchâtel. Ibid. 36: 157–163.

PEHRSSON, O. (1976): Food and feeding grounds of the Goldeneye *Bucephala clangula* (L.) on the Swedish west coast. Orn. Scand. 7: 91–112.

PERRET, P. (1977): Zustand der schweizerischen Fließgewässer in den Jahren 1974/75 (Projekt Mapos). Eidg. Anst. f. Umweltschutz u. Eidg. Anst. f. Wasserversorgung, Abwasserreinigung u. Gewässerschutz.

POLLARD, D.F.W. (1967): Comparison of techniques for the analysis of wildfowl viscera. Wildfowl 18: 158–159.

REICHHOLF, J. (1975): Die quantitative Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem eines Innstausees. Verh. Ges. Ökol., Wien 1975: 247–254. – (1979): Die Schellente *Bucephala clangula* als Wintergast in Südbayern, speziell am unteren Inn. Anz. orn. Ges. Bayern 18: 37–48.

SCOTT, D. (1958): Ecological studies on the Trichoptera of the river Dean, Cheshire. Arch. Hydrobiol. 54: 340–392.

SCHUSTER, S. (1975): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 1. Teil: Fischfresser. Orn. Beob. 72: 145–168. – (1976): Die monatlichen Wasservogelzählungen am Bodensee 1961/62 bis 1974/75. 3. Teil: Tauchenten und Bläßhuhn. Orn. Beob. 73: 209–224.

SCHWARZENBACH, F.H. (1966): Die Anwendung verteilungsfreier Prüfverfahren zur Auswertung der Ergebnisse der internationalen Wasservogelzählungen 1960/61 bis 1962/63 in der deutschen Schweiz. Orn. Beob. 63: 40–49.

STREIT, B. & R. SCHRÖDER (1979): Dominierende Benthosinvertebraten in der Geröllbrandungszone des Bodensees: Phänologie, Nahrungsökologie und Biomasse. Arch. Hydrobiol./Suppl. 55: 211–234.

SUTER, W. (1982a): Methodische Hinweise zum Zählen von Schellenten *Bucephala clangula*. Orn. Beob. 79: 129. – (1982b): Der Einfluß von Wasservögeln auf Populationen der Wandermuschel (*Dreissena polymorpha* Pall.) am Untersee/Hochrhein (Bodensee). Schweiz. Z. Hydrol. 44: im Druck. – (1982c): Vergleichende Nahrungsökologie von überwinternden Tauchenten *(Bucephala, Aythya)* und Bläßhuhn *(Fulica atra)* am Untersee-Ende/Hochrhein (Bodensee). Orn. Beob. 79: im Druck.

SWANSON, G.A. & J.C. BARTONEK (1970): Bias associated with food analysis in gizzards of the Blue-winged teal. J. Wildl. Mgmt. 34: 739–746.

SWANSON, G.A., G.L. KRAPU, J.C. BARTONEK, J.R. SERIE & D.H. JOHNSON (1974): Advantages in mathematically weighting waterfowl food habits data. J. Wildl. Mgmt. 38: 302–307.

TAMISIER, A. (1978/79): The functional units of wintering ducks: A spatial integration of their comfort and feeding requirements. Verh. orn. Ges. Bayern 23: 229–238.

TAMISIER, A. & MARIE-CHRISTINE TAMISIER (1981): L'existence d'unités fonctionnelles démontrée chez les Sarcelles d'hîver en Camargue par la biotélémetrie. Rev. Ecol. (Terre et Vie) 35: 563–579.

THOMPSON, D. (1973): Feeding ecology of diving ducks on Keokuk pool, Mississippi river. J. Wildl. Mgmt. 37: 367–381.

WILLI, P. (1970): Zugverhalten, Aktivität, Nahrung und Nahrungserwerb auf dem Klingnauer Stausee häufig auftretender Anatiden, insbesondere von Krickente, Tafelente und Reiherente. Orn. Beob. 67: 141–217.

ZIMMERMANN, U. (1964): Die biogenen Kalktuffe im Hochrhein. Diplomarbeit ETH-EAWAG Zürich.

ZUUR, B. (1982): Nahrungsökologie im Ermatinger Becken (Bodensee) überwinternder Wasservögel. Orn. Beob. 79: im Druck.

Werner Suter, Seefeldstr. 247, 8008 Zürich